Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von Marchantia polymorpha.

Von

Alfred Dachnowski.

Mit einer Tafel und 4 Textfiguren.

(Separat-Abdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band XLIV, Heft 2.)

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1907

ann arbor
1907

2916

Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von Marchantia polymorpha.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Von

Alfred Dachnowski.

Mit einer Tafel und 4 Textfiguren.

(Separat-Abdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band XLIV, Heft 2.)

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1907

I. Einleitung.

Die bekannten Arbeiten von Pfeffer, Sachs, Zimmermann, Czapek u. a. über *Marchantia polymorpha* beweisen, daß diese Pflanze einem eingehenden Studium unterworfen wurde. Es ist aber trotzdem zweifellos, daß noch verschiedene Fragestellungen möglich sind, die eine Behandlung unter neuen Gesichtspunkten erfordern. In den folgenden Auseinandersetzungen habe ich versucht, ein möglichst vollständiges Bild der physiologischen Entwicklungsgeschichte des genannten Objektes zu entwerfen. Der Untersuchung lag die Aufgabe zugrunde, die verschiedenen äußeren Bedingungen der betreffenden Vorgänge, ihre mögliche Wirkungsweise und ihre wechselseitigen Beziehungen kennen zu lernen. Für die Versuche wurden Pflanzen benutzt, welche sich nur auf rein vegetativem Wege vermehrt hatten und durch entsprechende Behandlung einigermaßen reguliert worden waren. Im allgemeinen handelt es sich in der folgenden Arbeit um Untersuchungen über die Bedingungen

1. des Rhizoidenwachstums,
2. der Dorsiventralität,
3. der plagiotropen Orientierung,
4. der Erzeugung von Fortpflanzungsorganen,
5. der Befruchtung.

Die vorliegende Arbeit wurde 1904—1906 im botanischen Institut der Universität Michigan auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. F. C. Newcombe ausgeführt, dem ich an dieser Stelle für die freundlichen Ratschläge und das Interesse an derselben meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

II. Rhizoidenwachstum.

Bekanntlich entwickeln sich die Thallome von *Marchantia polymorpha* ungeschlechtlich aus dorsal und ventral gleichgebauten Brutkörpern. Die Rhizoiden nehmen ihren Ursprung aus den hyalinen Oberflächenzellen der Brutknospen, indem sich diese Zellen einfach hervorstülpen und durch Spitzenwachstum zu schlauchförmigen Haaren auswachsen. Die ersten Rhizoiden sind demnach nicht an eine durch äußere Einflüsse bestimmte Stelle der Brutkörper gebunden. Bei den Marchantiaceen treten die Rhizoiden in zwei Formen auf. Die glatten Wurzelhaare erscheinen jedoch zuerst, und zwar stehen sie mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche der Brutknospe.

Im Jahre 1871 veröffentlichte Pfeffer (21) eine Untersuchung, nach welcher er zur Annahme berechtigt zu sein glaubte, daß das Auswachsen der Wurzelhaare nur durch die Lage im Verhältnis zum Erdradius und durch die Berührung mit festen Körpern bestimmt sei. Diese Angaben suchte Zimmermann (34) dahin wesentlich zu erweitern, daß er neben der Schwerkraft und der Kontaktwirkung auch dem Licht einen beträchtlichen (retardierenden) Einfluß auf das Auswachsen der Wurzelhaare zuschrieb. Nach weiteren Versuchen erklärte Pfeffer (22), daß der Kontaktwirkung eine Bedeutung bei dem Auswachsen der Rhizoiden an den Brutknospen nicht zugesprochen werden könne. Er stellte vielmehr fest, daß bei diesem Vorgang nicht Kontaktreize maßgebend sind, sondern daß in Wirklichkeit der Einfluß der Luftfeuchtigkeit hier in Frage kommt.

Obwohl diese ausführlichen Untersuchungen in vielem bestätigt worden sind, möchte ich doch noch besonders betonen, daß wirklich in allen Fällen die Wurzelhaarbildung speziell durch Feuchtigkeitsverhältnisse beeinflußt wird. Reaktionen der Schwerkraft und dem Licht gegenüber lassen sich fast gar nicht erkennen.

Die im folgenden beschriebenen Versuche mit *Marchantia*-Brutkörpern wurden in verschiedener Weise angestellt; zum Teil in Feuchtkammern, welche aus zwei Glasschalen bestanden, zum Teil auf Fließpapier, nassem Ton und in Kristallisierschalen auf Wasser. Belichtet wurde entweder nur von unten oder nur von oben, auch mit allseitig gleicher Beleuchtung wurde operiert. Ersteres wurde dadurch erzielt, daß die Kristallisierschalen auf einem Gestell durch einen Spiegel belichtet wurden, der unterhalb desselben unter ent-

sprechendem Winkel angebracht worden war. Alles von oben und seitlich einfallende Licht wurde durch schwarze Papierzylinder abgeblendet. Übrigens sind diese Methoden bereits von Pfeffer und Zimmermann angewendet worden. Um größtmögliche Helligkeit und sonstige konstante Bedingungen zu erzielen, wurden sämtliche Versuche in dem Universitäts-Treibhaus ausgeführt. Die Prüfung der Brutknospen geschah anfangs durch das Mikroskop, doch erwies sich späterhin die Beobachtung mittels einer starken Lupe als genügend.

Schon bei den ersten Untersuchungen zeigte es sich, daß hinsichtlich der Produktion von Wurzelhaaren die Brutkörper in hohem Grade Unterschiede aufwiesen. Da die Kulturen gleichzeitig und unter ganz gleichen Verhältnissen angestellt wurden, konnten diese Unterschiede von äußeren Bedingungen nicht abhängen. Aus anderen und später zu beschreibenden Versuchen war bald ersichtlich, daß Brutknospen aus demselben Behälter diese Unterschiede gewöhnlich nicht in so extremer Weise zeigten, wie sie zwischen jenen älterer und jüngerer Brutkörbchen oder zwischen denen verschiedener Thallome zutage traten. Schon Pfeffer hat diese Tatsache konstatiert. Durch weitläufige Versuche gelang es mir, diese Frage einigermaßen zu klären, und zwar ebenfalls durch Erd- und Wasserkulturen. Ich bediente mich bei den letzteren einer 0,1 %—0,2 % Knopschen Nährlösung. Die Untersuchungen ergaben das interessante Resultat, daß nicht nur äußere Wachstums- und Entwicklungsbedingungen eine Rolle spielen, sondern daß sowohl die „Reife“ der Brutkörper und das Alter der Brutbecher als auch deren Herkunft von vegetativen oder geschlechtlichen Thallomen Unterschiede in der Rhizoidenbildung und in anderen Wachstumserscheinungen — wie zB. in der Induktion von Dorsiventralität — bedingen.

Beliebig lange im Dunkeln gehalten, entwickeln die Brutknospen nur sehr spärliche oder gar keine Wurzelhaare. Eine Weiterentwicklung findet nicht statt. Wenn jedoch die nötigen Entwicklungsbedingungen, wie Feuchtigkeit, entsprechende Temperatur und Licht, geboten werden, und Brutkörper von gewisser Reife und Qualität zur Verfügung stehen, so wachsen alle hyalinen Zellen der Oberseite und der Unterseite zu Wurzelhaaren aus. Um Mißverständnissen vorzubeugen bemerke ich, daß im folgenden in jeder Versuchsreihe nahezu gleichartiges Material benutzt wurde.

Durch die Schwerkraft wird die Produktion von Wurzelhaaren gar nicht oder nur sehr wenig beeinflußt. Sobald man Sonnenlicht

mit Hilfe eines Spiegels von unten einwirken läßt, so ist es leicht zu erreichen, daß die Wurzelhaare auf der Oberseite in ziemlicher Zahl, dagegen auf der Unterseite etwas spärlich erscheinen. Es gilt dies sowohl für die auf nassem Ton und auf Fließpapier kultivierten, als auch für die submersen und die auf dem Wasser schwimmenden Brutknospen, welche sich in gut bedeckten Kristallisierschalen in einer 0,2%—0,3% Nährlösung befanden.

Daß das Licht keinen bedeutenden retardierenden Einfluß auf das Hervorwachsen der Wurzelhaare ausübt, wohl aber notwendig ist, um kräftige Entwicklung der Wurzelhaare zu bewirken, geht bestimmt aus den Versuchen hervor, welche mit Beleuchtung von unten angestellt wurden. Die Glasschalen müssen hierbei gut bedeckt sein, und ein Öffnen der feuchten Kammern und Schalen muß vermieden werden, da dies leicht ein Kollabieren und eine Wachstumshemmung der in der Luft gebildeten Wurzelhaare zur Folge hat. In diesen Versuchen war kein Unterschied bemerklich, auch nicht im Vergleich mit den Brutkörpern desselben Alters, welche bei allseitig gleicher Beleuchtung Wurzelhaare produziert hatten. Die Haare entwickeln sich in die freie Luft hinein oft noch zahlreicher und üppiger als im Wasser. Trockene Luft wirkt dagegen hemmend auf das Erscheinen der Haare. Sobald die freie, erdwärts oder aufwärts gewandte Seite der Brutknospen von trockener Luft umspült wird, entstehen die Wurzelhaare spärlicher. In jedem Falle wird die Entwicklung der Rhizoidenanlagen um so mehr gehemmt, je weniger Wasserdampf in der Luft vorhanden ist.

Anders gestaltete sich das Resultat, sobald die Brutkörper, nicht unmittelbar von Wasser berührt, in einer Feuchtkammer auf Gaze, auf Deckgläsern oder zwischen zwei aufrecht stehenden dünnen Glasscheiben sich befanden. Man kann Brutknospen beliebig lange — in diesem Falle drei Monate — unter solchen Bedingungen halten, ohne daß Rhizoidenwachstum oder Weiterentwicklung derselben zustande kommt.

Liegt die Temperatur zwischen gewissen Grenzen, so fällt dementsprechend das Versuchsergebnis aus, und je nach dem Temperaturgrade und dem Alter der Brutknospen wird die Ober- und Unterseite Wurzelhaare zahlreicher oder spärlicher bilden. Bei 11°—16° C. zeigt sich sehr geringes Rhizoidenwachstum, jedoch bei 25°—30° C. sehr gesteigertes, und dies noch in weit kürzerer Zeit (10—12 Stunden). Bei niedrigen Temperaturen entwickeln sich die hyalinen Zellen fast gar nicht.

Beiläufig sei hier des Versuches gedacht, bei welchem auf starkem Fließpapier ausgesäte, senkrecht gestellte Brutkörper sich im feuchten Rezipienten unter rascher Rotation befanden. Dieser Versuch ist schon früher von Pfeffer (21) angestellt worden. Das Wachstum der Rhizoiden im Zentrifugalapparat unter einer Beschleunigung der Fliehkraft, die ungefähr 3 bis 4 g betrug, erfolgte jedoch auf beiden Seiten der Brutkörper, d. h. sowohl auf der dem Zentrum als auch der der Peripherie zugewandten Seite.

Einige Versuche lehrten ferner, daß die sehr früh auftretende Dorsiventralität auf die weitere Neubildung von hyalinen Rhizoidenzellen hemmend wirkt. Die Rhizoiden wachsen dann vorwiegend auf der Schattenseite.

Es zeigt sich also, daß in der Tat das Hervorwachsen der Wurzelhaare nicht von einem Faktor allein abhängig ist, sondern daß im Gegenteil mehrere, innere sowohl als äußere Faktoren hierbei bestimmend einwirken. Dieser Komplex von Faktoren erklärt zur Genüge, warum die Resultate derjenigen Versuche, bei denen im allgemeinen einer oder nur wenige derselben berücksichtigt werden, in hohem Grade individuell verschieden waren.

III. Dorsiventralität.

Die Bedeutung des Lichtes für die Entstehung und Orientierung der Dorsiventralität wurde teilweise schon von Mirbel (19) erkannt. Die maßgebenden Bedingungen, unter denen die Erscheinung auftritt, hat jedoch Pfeffer (21) experimentell festgestellt. Die Annahme scheint berechtigt, daß Lichteinfluß die Orientierung der Dorsiventralität entscheidet, und daß eine 2—3 Tage dauernde einseitige Beleuchtung genügt, um die nunmehr fortwirkende, inhärente Dorsiventralität zu fixieren. Daß sich andere Marchantiaceen (*Lunularia*) ebenso verhalten, konstatierten Leitgeb (16), Kny (14) und Vöchting (33).

Auf Grund eigener Versuche möchte ich einige weitere Resultate vorführen, welche ich der Einfachheit halber in zwei Abschnitte gliedere:

A. Induktion von Dorsiventralität;

B. Das Zustandekommen der Dorsiventralität unter allseitig gleicher Beleuchtung.

A. Induktion der Dorsiventralität.

Umkehrungsversuche, wie sie Mirbel und Pfeffer angestellt und beschrieben haben, wurden im Treibhaus unter Anwendung

verschiedener Substrate, wie Gartenerde, Sand und Fließpapier mit 0,3 % Knop-Nährlösung, wiederholt. Zu den Versuchen entnahm ich die Brutkörper dem Grunde der Körbchen, die unbelichtet geblieben waren und vertikal standen; bei geänderter Versuchsweise wird im folgenden besonders darauf hingewiesen. Das Material stammte von Thallomen, welche zum größten Teile unter günstigen Bedingungen im Treibhaus kultiviert worden waren, wo einschneidende Veränderungen der Außenfaktoren ausgeschlossen sind. Mein Material reichte nicht zu ausgedehnten variations-statistischen Untersuchungen aus. Immerhin war es genügend um Mittel- und Grenzwerte für normale Kulturverhältnisse festzustellen. In der folgenden Tabelle gebe ich die Resultate einiger Versuche. Ich bemerke jedoch, daß die Genauigkeit der Bestimmungen besonders in bezug auf den „Reifegrad" der Brutkörper eines und desselben Brutkörbchens, und derjenigen von rein vegetativen und von Geschlechtsorgane tragenden Thallomen, noch vieles zu wünschen übrig läßt. Durch entsprechende Kulturmethoden lassen sich vielleicht noch periodische und spezifische Verschiedenheiten beseitigen.

	Zeit der Fixierung in Std. nach d. Aussaat
Versuch 1. Einfluß des Alters Alter Sproß mit 4 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe des 3. Körbchens; Aussaat 7^{30} morgens, unter normalen Treibhausbedingungen auf feuchter Erde; 16—18° C. Sonne zeitweise durch Wolken verschleiert .	22; 23; 26; 28; 46.
Versuch 2. Einfluß des Alters Junger Sproß mit 1 Körbchen; erste Brutkörperreihe (belichtet); Aussaat 7^{45} morgens, auf feuchter Erde; 16 bis 18° C. Zeitweise hell	21; 22; 24.
Versuch 3. Einfluß des Alters Alter Sproß mit ♂ Geschlechtsorganen; altes, letztes Brutkörbchen; Aussaat 11^{00} morgens, auf feuchter Gartenerde; 16—18° C. Hell gehalten	25; 26; 28.
Versuch 4. Einfluß anorganischer Nährsalzlösung. Alter Spross; alte Brutkörbchen; Brutkörper aus der oberen, belichteten Reihe; Aussaat 8^{00} morgens, auf Fließpapier in 0,3—0,4 % Kn-Lösung; 16—18° C. Sonne zeitweise durch Wolken verschleiert	31; 33; 46; 50.
Versuch 5. Einfluß anorganischer Nährsalzlösung. Junge Sprosse mit 3—4 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe; Aussaat 8^{25} morgens, zwischen Fließpapier in 0,3—0,4 % Kn-Lösung; 16—18° C. . . .	46; 49; 51; 54;

	Zeit der Fixierung in Std. nach d. Aussaat
Versuch 6. Einfluß höherer Temperatur. Alter Sproß mit 5 Körbchen; Brutkörper aus der unteren, unbelichteten Reihe des 2. Körbchens; Aussaat 7^{00} morgens, auf gut gedüngter, feuchter Walderde; im Wärmekasten; 22—25° C. In diffusem Licht	9; 10; 12; 16; 22.
Versuch 7. Einfluß niedriger Temperatur. Junge Sprosse mit 3—4 Körbchen; Brutkörper aus dem 1. Körbchen; Aussaat 7^{15} morgens, auf feuchter Erde, im Eiskasten; 6—10° C. In diffusem Licht	26; 28; 49.
Versuch 8. Einfluß farbigen Lichtes — Rot. Alte Sprosse; Brutkörper aus einem Gemisch; Aussaat 8^{00} morgens, auf feuchter Erde; 16—18° C. Hell . . .	31; 33; 37.
Versuch 9. Einfluß farbigen Lichtes — Blau. Alte Sprosse; Brutkörper aus einem Gemisch; Aussaat 8^{25} morgens, auf feuchter Erde; 16—18° C. Hell . . .	29; 31; 32.

Die Resultate über die Induktion der Dorsiventralität sind insofern lehrreich, als sie zeigen, daß Verzögerung, Beschleunigung und auch Umstimmung der Wachstumstätigkeit durch äußere Bedingungen erzielt werden. Auch verläuft die Induktion verschieden, — je nachdem man es mit ausgewachsenen oder mit noch im Wachsen begriffenen Brutknospen zu tun hat. Das wesentlich Bestimmende des ganzen Reaktionsverlaufs liegt jedenfalls nicht allein in äußeren Einflüssen, sondern in einer wechselseitigen Beziehung. Man muß eine bestimmende Mitwirkung äußerer Faktoren annehmen; doch ändert sich erst mit Änderung der inneren Bedingungen in den Brutknospen die Reaktionsfähigkeit.

Die Dorsiventralität ist zugleich mit dem Aussprossen der Brutkörper fixiert, doch deutet anfangs kein morphologisches Merkmal darauf hin. Der Vorgang nach dem Umwenden junger Sprosse war der gleiche, wie ihn Mirbel und Pfeffer angeben: die fortwachsenden Sprosse biegen sich zuerst an ihrem Vorderende auf und krümmen sich soweit zurück, bis die frühere Oberseite senkrecht zum einfallenden Licht steht.

Natürlich kommt es sehr oft vor, daß Brutkörper umgewendet werden, ohne daß die Dorsiventralität entsprechend fixiert ist. Es lassen diese Erscheinungen vermuten, daß die determinirenden Einflüsse erst späterhin bestimmend einwirken. — Weitere Beobachtungen stellen außer Zweifel, daß die anfangs etwas aufwärts gerichteten Seitensprosse späterhin nach dem Substrate sich zu-

krümmen. Dies fand ich meist bei Brutknospen, deren Dorsiventralität zwei bis drei Stunden später inhärent geworden war. Es muß dahin gestellt bleiben, ob Brutkörper, welche noch nicht vollständig entwickelt sind oder durch ungünstige äußere Bedingungen in ihrer Ausbildung gehemmt werden, sich wiederholt dorsiventral umbilden lassen. Einmal fixiert, läßt sich jedoch die Dorsiventralität der Brustknospen nicht mehr umkehren.

B. Das Zustandekommen der Dorsiventralität bei allseitig gleicher Beleuchtung.

Daß das Licht die Entstehung und Orientierung der Dorsiventralität entscheidet, ist bisher noch nicht erwiesen. Versuche bei möglichst gleichmäßiger Beleuchtung beider Seiten der Brutkörper lassen nach den Angaben Pfeffers (21) keine genaue Schlußfolgerungen zu; die Entwicklung der Sprosse so weit zu bringen, daß Oberseite und Unterseite ohne weiteres kenntlich waren, ist ihm nicht gelungen: „Bilateralität scheint auch bei beiderseitiger Beleuchtung immer mit dem Hervorwachsen der Sprosse ausgebildet zu sein, doch weiß ich nicht zu sagen, ob unter diesen Verhältnissen die zufällig etwas weniger Licht empfangende oder die dem Substrate anliegende Seite zur Unterseite bestimmt wird“ (a. a. O. S. 92).

Aus den Versuchen von Czapek (2) ging hervor, daß die Dorsiventralität auf dem Klinostaten nicht zustande kommt. Im Laufe von zwei bis drei Monaten entwickelten sich nur „kleine, schwächliche Pflänzchen, welche aus röhrig zusammengeschlossenen Thalluslappen bestehen und rings Wurzeln tragen“. Gegen Czapeks Auffassung spricht aber der Umstand, daß solche Pflänzchen, nach den gewöhnlichen Umkehrversuchen oder nach den Beobachtungen über Induktion der Dorsiventralität zu urteilen, mit dem Hervorwachsen der Seitensprosse und den zu gleicher Zeit einseitig auswachsenden Rhizoiden gewöhnlich dorsiventral sind, selbst wenn eine anatomische Differenzierung nicht deutlich hervortritt.

Meine eigenen, hinsichtlich dieser Frage angestellten Untersuchungen gingen von Erwägungen aus, die sich durch Erfahrungen aus zahlreichen Versuchen mir aufdrängten. Bei diesen handelte es sich um eine vielseitige Variierung des Einflusses von Innen- und Außenfaktoren auf Brutknospen und Thallome. Es würde überflüssig sein, meine ersten Versuche aufzuführen, speziell die mit Fließpapier und Gaze angestellten, welche gleichfalls zeigten

— allerdings nicht einwandfrei —, daß Dorsiventralität auch bei allseitiger Beleuchtung zustande kommt. Viel leichter und mit besserem Erfolg ließ sich das gleiche Resultat in folgender Weise erreichen. Um mangelhafte Befestigung und schlechte Versorgung mit Wasser und Nährsalzen zu vermeiden, wurden die Versuche in kleinen Glas-Zylindern ausgeführt, deren Länge 7 cm und deren Durchmesser 2,8 cm betrug. Innerhalb des Glas-Zylinders befanden sich zwei dünne Glasplatten, aus Deckgläsern hergestellt, gewöhnlich 2,5 cm lang und 3 mm breit, oder in Trapezform von 2,5 cm Höhe, mit oberer und basaler Kante von 2 mm, resp. 2,5 cm. Dieselben wurden auf einem Pfropfen befestigt und genau zentriert. Dazwischen und parallel mit diesen Glasplättchen wurden die Brutkörper vertikal ausgebreitet. Stets wurde Sorge dafür getragen, daß nur die am Grunde der Brutkörbchen unbelichtet gebildeten Brutknospen zur Benutzung kamen. Ihre weitere Entwicklung vollzog sich auf dem Klinostaten in den erwähnten Glas-Zylindern, welche nun entweder als Feuchtkammern dienten oder die Brutkörper submers in 0,3—0,4 % Knop-Nährlösung enthielten. Als Triebkraft dienten Uhrwerke mit starker Feder und fallendem Gewicht. Die Apparate bewerkstelligten eine Drehung in 10 Minuten. Rotationsversuche um eine horizontale und eine vertikale Achse wurden gleichzeitig angestellt.

Im wesentlichen ergab sich folgendes: In Versuchen mit je 10—12 Brutknospen waren gewöhnlich 3—5 dorsiventral. Von der Aussaat bis zum Hervortreten der ersten Spaltöffnungen dauerte die Entwicklung unter guten Verhältnissen 14—16 Tage, manchmal 2—3 Wochen. Die Brutkörper der Kontroll-Kulturen auf Erde und in 0,3—0,4 % Knop-Lösung bildeten Spaltöffnungen innerhalb 10—12 Tagen.

Wie aus den Kamera-Skizzen (Fig. 1) und aus Fig. 6 der Taf. IV zu ersehen ist, zeigen die Klinostaten-Pflänzchen nur unbedeutende Abweichungen vom normalen Bau. Abgesehen von dem Einfluß des Anhaftens sind die betreffenden Unterschiede lediglich dem gehemmten Luftzutritt, in einigen Fällen der intensiveren Beleuchtung zuzuschreiben. Die Brutkörper entwickelten sich derartig, daß in der Tat alle Differenzierungen eines normalen jungen *Marchantia*-Thallus auftraten, und sie erreichten eine Breite von 1,5—2,5 mm. In diesen Versuchen war die Dorsiventralität bei allen Brutknospen niemals auf der gleichen Seite induziert. Bei seitlicher Anschauung war deutlich zu erkennen, daß die Brutkörper nach beiden Seiten

Rhizoiden und Spaltöffnungen entwickelt hatten. Deutliche Zeichen von Dorsiventralität machten sich bei der Mehrzahl der Brutknospen nicht bemerkbar. Obwohl einseitiges Rhizoidenwachstum und plagiophototrope Krümmung bereits eingetreten waren, blieb die Entwicklung von Spaltöffnungen während der Zeitdauer des Versuches aus. Ich versetzte solche Brutknospen sofort auf feuchte Walderde. Schon nach kurzer Zeit hatten sich die Brutkörper, deren Rhizoidenseite beleuchtet wurde, durch Umwenden entsprechend orientiert.

Wiederholt wurden bei einzelnen Brutknospen während der Entwicklung auf den Klinostaten auffällige Abweichungen vom normalen Bau bemerkt. Bei einigen kam Rhizoidenbildung auf einer der Seiten der Brutkörpersprosse zustande (Fig. 1, [8]). Bei anderen zeigte sich eine merkliche Rhizoidenbildung zugleich auf beiden Flächen desselben hervorwachsenden Seitensprosses. Die weitere Entwicklung brachte dann gewöhnlich eine Längsspaltung des Sprosses parallel der Fläche mit sich, so daß sich nun zwei Lappen aus dem einen Seitensproß entwickelten. Spaltöffnungen waren stets auf der inneren Seite der größeren Partie sichtbar (Fig. 1, [7]). Anders gestaltete sich das Resultat, wenn die Brutknospen noch unreif oder schlecht mit Wasser und Mineralsalzen versorgt waren, oder auch zu weit ins Innere zwischen die dünnen Deckgläschen gelangten. Nur kleine, schwächliche Pflänzchen konnte ich in dieser Weise erzielen (Fig. 1, [9] und Taf. IV, Fig. 6). Brutkörper dieser Art habe ich oft und unter Anwendung von Gartenerde und Fließpapier umgekehrt. Bei den kleinsten Pflänzchen, welche kaum über die Größe der Brutkörper hinausgewachsen waren,

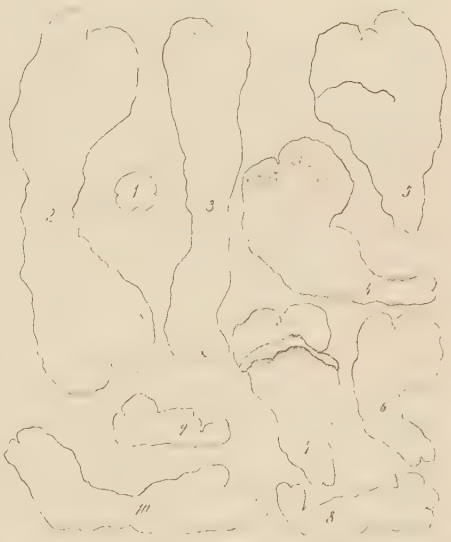


Fig. 1. Entwicklung der *Marchantia*-Brutkörper auf dem Klinostaten.

[1] Brutknospe; [2]—[3] Kontroll-Kulturen: [2] Brutknospe auf Erde, [3] in 0,3 % Kn-Nährlösung kultiviert; [4]—[10] Klinostatenpflanzen. Vergr. 12.

zeigte sich die Dorsiventralität erst 6—9 Stunden nach der Aussaat endgültig fixiert. Brutknospen, bei welchen ein merkliches Wachstum der Seitensprosse zu sehen war, entwickelten Dorsiventralität in entsprechend kürzerer Zeit 3—4 Stunden nach der Aussaat.

Die besonderen Krümmungserscheinungen während der Entwicklung der Brutkörper werde ich ausführlicher im nächsten Abschnitt behandeln.

Es sei hier noch eine andere Erscheinung erwähnt, die ich in Verbindung mit Versuchen über die plagiotrope Orientierung beobachtete. Einige kräftige Thalluslappen wurden invers, horizontal und frei innerhalb einer Kristallisierschale befestigt. Die Beleuchtung geschah von unten, mit Hilfe eines entsprechend geneigten Spiegels. Alles Licht von oben wurde durch einen Zylinder aus schwarzem Papier abgehalten. Die Thalluslappen wurden submers in 0,3 % Kn.-Lösung kultiviert. Nach Verlauf einiger Wochen — die genaue Zeitdauer ist nicht mehr zu bestimmen —, bemerkte ich, daß sich aus den vorhandenen zwei Brutkörbchen drei resp. fünf neue Thallome entwickelt hatten. Die Sprosse waren auffallend schmal, 1,5—2 mm, und erreichten eine Länge von 6—7 mm. Bei allen war Dorsiventralität zustande gekommen. Zahlreiche Wiederholungsversuche haben zu diesen Wachstumserscheinungen nicht wieder geführt. Die Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens dürfte möglicherweise in einem dorsiventral differenzierenden Einfluß des Muttersprosses liegen, durch den die Brutkörper die betreffende Ausbildung erfahren haben. Die Beobachtung könnte von Wert sein für die Vorstellung einer erblichen, im Gegensatz zu einer sekundären, induzierten Dorsiventralität. Demnach wäre ein gewisser dirigierender Einfluß nicht ausgeschlossen, der vielleicht ausreicht, um unter Umständen in Konkurrenz zu treten, und dem Neuzuwachs dieselbe dorsiventrale Orientierung aufzudrängen. Der Übergang zu einer entsprechenden Verschiebung der maßgebenden determinierenden Faktoren wäre nach den Erfahrungen an Prothallien usw. erklärlich. Ich möchte jedoch auf diese Beobachtungen keinen Nachdruck legen.

Nach den obigen Ergebnissen zu urteilen, kommt Dorsiventralität auf dem Klinostaten zustande. Die einseitige Beleuchtung ist offenbar weder eine unerläßliche noch eine entscheidende Bedingung für die Entstehung der Dorsiventralität und die Entwicklung der Brutkörper. Es handelt sich hier um eine innere physiologische

Veränderung, die auch dann sichtbar wird, wenn unter die vorhandenen notwendigen Außenbedingungen allseitig wirkendes Licht gehört. Die Kombinationen der äußeren Faktoren beeinflussen also nur einen Teil der möglichen Entwicklungsvorgänge.

Daß jedoch die Dorsiventralität nicht konstant inhärent ist, beweisen die Versuche, bei denen sowohl Verzögerung, Beschleunigung, als auch Umstimmung beobachtet wurde. Die Dorsiventralität kann während der Entwicklung von einer bestimmten Richtungsfläche auf eine andere übertragen werden. Die inneren Bedingungen sind demnach höchst veränderlich. Endgültig fixiert wird die Dorsiventralität nur, wenn die Gewebe eine bestimmte Ausbildung erfahren haben und in Wechselbeziehung zu den bestimmt mitwirkenden äußeren Bedingungen stehen. Der günstige Einfluß und die Mitwirkung des Lichtes bei der Entstehung der Dorsiventralität tritt erfahrungsgemäß nur dann stärker hervor, wenn die Entwicklung der Brutknospen weiter fortgeschritten ist. Wie sich der Vorgang jedoch innerhalb der Brutknospen und in den Keimscheiben, welche aus Sporen hervorgehen, abspielt, das müssen weitere Forschungen feststellen.

IV. Die plagiotrope Orientierung.

In der Natur tritt uns immer die Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener variabler Faktoren entgegen. So läßt sich nicht ohne weiteres sagen, inwieweit die verschiedenen Faktoren bei der Ausbildung der plagiotropen Lage beteiligt sind, wenn sich Marchantien an trocknen, feuchten, hellen, schattigen und anderen Standorten entwickeln. Zahlreiche Tatsachen über Orientierungsbewegungen, welche näher untersucht worden sind, beweisen, daß Licht und Schwerkraft die veranlassenden „auslösenden“ Ursachen sind. Man findet, daß bei guter Beleuchtung und unter normalen Verhältnissen die Sprosse von *Marchantia* sich annähernd senkrecht zur Lichtrichtung stellen, während die Infloreszenzträger gegen das Licht positiv heliotropisch reagieren. Bei schief einfallendem Licht erheben sich die Thalluslappen schief vom Boden. Werden die Sprosse senkrecht vom Licht getroffen, so bilden auch sie einen rechten Winkel. Diese Richtungsverhältnisse scheinen in entscheidender Weise durch die Beleuchtung bedingt zu sein, auch dann, wenn sich die Sprosse vertikal auf- oder abwärts geneigt ausbreiten und so der Schwerkraft gegenüber eine ent-

gegengesetzte Stellung einnehmen müssen. Derartige Beobachtungen legen die Frage nahe, inwieweit und in welcher Weise die plagiotrope Orientierung durch eine einzelne Reizwirkung oder durch das Zusammenwirken verschiedener Reize erzielt wird.

Sachs (26), der zuerst die Orientierung der *Marchantia*-Sprosse näher untersuchte, erkannte, daß sich die Thalluslappen gegen Licht von genügender Intensität rechtwinklig stellen. Das Verhalten etiolierter Lappen schien ihm aber gegen die Annahme eines Diaphototropismus zu sprechen. Die jungen und die neugebildeten Teile wuchsen, unter Lichtabschluß gehalten, senkrecht in die Höhe, mit ihren Seitenrändern dorsalwärts eingerollt. Die dorsiventralen Sprosse zeigten somit negativ-geotropische Sensibilität. Daß sich etiolierte Lappen gegen seitlich einfallendes Licht deutlich hinkrümmten, sobald die Unterseite beleuchtet wurde, hielt Sachs für eine durch Licht hervorgerufene positiv heliotropische Reaktion. Das durch Licht begünstigte Flächenwachstum der etiolierten Lappen bezeichnete er als Epinastie. Seine Beobachtungen ließen ihn schließen, daß die Plagiotropie der Sprosse von *Marchantia* aus einem Zusammenwirken von negativem Geotropismus, positivem Heliotropismus der Unterseite und Epinastie der Oberseite entstehe.

Czapek (2) hielt diese Ansicht für irrig. Aus seinen Versuchen schloß er, daß die Plagiotropie des *Marchantia*-Thallus durch das Zusammenwirken von Diaphototropismus, photonastischer Epinastie und dem mit der Beleuchtung variablen Diageotropismus zustande komme.

Es ist bereits von Pfeffer (23) hervorgehoben, daß in den Untersuchungen von Sachs und Czapek die Klarstellung dieses Problems noch viel zu wünschen übrig läßt. Im folgenden sollen die verschiedenen Krümmungsbewegungen durch einige weitere Versuche erläutert werden und zwar zunächst in bezug auf das Licht und die Schwerkraft, weiterhin in Rücksicht auf das Zusammengreifen verschiedener Faktoren, durch welche die Auslösung der plagiotropen Orientierung verursacht wird.

Wie in den anderen Fällen, so wurden auch diese Versuche im Treibhaus angestellt. Die Erfahrung hatte bei diesen Experimenten gelehrt, daß sowohl auf irdenen Schalen in schiefer Beleuchtung aufrecht erwachsene Sprosse, als auch in Wasser befestigte Thalluslappen benutzt werden konnten. Versuche mit Thalluslappen in dampfgesättigter Luft sind jedoch nicht einwandfrei, da so die

Gleichgewichtslage in hohem Grade modifiziert wird. In submersen Pflanzen dagegen wird die Befähigung zu tropistischem Stimmungswechsel nicht gehemmt. Die Thallome, in Kristallisierschalen mit 0,3 % Knop-Lösung untergetaucht, setzen ihr Wachstum eine Zeitlang ohne auffällige Unterschiede fort. Dem allgemeinen Eindruck nach waren auch keine Unterschiede in den erzielten Krümmungsbewegungen bemerkbar. Ich führte verschiedene der Versuchsreihen aus.

Unter den im Treibhaus gebotenen Verhältnissen genügt die senkrechte Stellung zum einfallenden Licht, um die Pflanzen in die angestrebte Lage zu bringen. Die Aktionsfähigkeit erlischt gewöhnlich, sobald sie ihre Entwicklung abgeschlossen haben; nur die jüngeren Teile des Sprosses passen sich einer ihnen aufgedrängten abnormen Lage an. Die Orientierung wird zunächst durch die Reizwirkung des Lichtes erzielt. Die Sprosse reagieren indes auch plagiophototrop, wenn mit Hilfe des Klinostaten die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft aufgehoben wird. Die Thalluslappen krümmen sich, sobald sie um die eigene Achse gedreht werden, um 180°, und gewöhnlich quer zur Längsachse. Auch kommt es vor, daß die Seitenränder sich etwas ventral krümmen. Doch ein Zusammenrollen parallel zur Längsachse, so daß eine hohle Röhre zustande käme, oder ein Aufeinanderliegen der Ober- oder Unterflächen beider Längshälften wurde nicht beobachtet.

Wenn die Sprosse so befestigt werden, daß sie einen beliebigen oder einen rechten Winkel zur Klinostatenachse bilden, so kommen auch in diesem Falle dieselben Krümmungserscheinungen zustande.

Läßt man Pflanzen auf dem Klinostaten um eine vertikale Achse rotieren, so krümmen sich die Sprosse, bis sie plagiophototrop eingestellt sind. Die Krümmung geschieht quer zur Längsachse des Thallus und kann je nach der Lichtrichtung 90° oder 180° sein. Der gleiche Vorgang kommt auch zustande, wenn die Sprosse so befestigt sind, daß sie einen schiefen oder einen rechten Winkel zur Achse des Klinostaten bilden.

Versuche mit etiolierten Lappen geben dieselben Resultate. Schon Frank (3) konstatierte, daß etiolierte Sprosse sich gegen seitlich einfallendes Licht deutlich hinkrümmen, sobald die Unterseite beleuchtet wird, daß sie jedoch ihre Stellung nicht ändern, wenn das horizontal einfallende Licht die Oberseite der aufrecht stehenden Lappen trifft. Unter allseitig gleicher Beleuchtung auf den Klinostaten rotierend um eine vertikale sowohl, als auch um eine

horizontale Achse, stellen sich anfangs bei den Pflanzen keine plagiophototropen Krümmungen ein. Infolge der Lichtwirkung wächst die morphologische Oberseite stärker in die Breite, als die Unterseite, und zur Herstellung der plagiotropen Orientierung wird zunächst eine photoepinastische Reaktion ausgeführt, die später in die orientierende (plagiophototrope) Krümmung übergeht und allmählich durch Wachstum fixiert wird. Es sei übrigens gleich bemerkt, daß wahrscheinlich noch ein zweites, rein mechanisches Moment hierbei in Betracht kommt.

Bei der Beurteilung der Bedeutung des Lichtes für die Krümmungsbewegungen sind auch die Umkehrversuche (S. 258 ff.) und die Versuche über das Zustandekommen der Dorsiventralität bei Brutknospen unter allseitig gleicher Beleuchtung (S. 261 ff.) zu beachten. Es ist bekannt, daß die fortwachsenden Sprosse der umgekehrten Brutkörper schon nach einigen Tagen — zu einer Zeit, wenn die physiologische Dorsiventralität durch die morphologische Gestaltung nicht erkennbar ist — sich an ihren Vorderenden aufrichten und sich solange krümmen, bis sie horizontal auf das Substrat zu liegen kommen. Sodann bilden sie sich zu normalen Thallomen aus. In der besprochenen Weise wird die plagiophototrope Orientierung auch bei den Brutknospen hergestellt, welche sich auf den Klinostaten in allseitig gleicher Beleuchtung befinden. Sie stellen sich plagiophototrop schon während der Entwicklung der morphologischen Differenzierung, und sind photonastisch, auch wenn sie einer einseitigen Beleuchtung nicht ausgesetzt oder geotropisch nicht induziert sind. Mit der Entwicklung der Brutknospen kommt demnach dem Lichte gegenüber eine Doppelwirkung zustande: Dorsiventralität und zugleich eine tropistische Stimmung — Photonastie —, welche an der sichtbaren, plagiophototropen Orientierung teilnimmt. Wie dieser Doppelerfolg der Lichtwirkung zustande kommt, das lasse ich einstweilen unerörtert.

Mit der Dorsiventralität ist auch epinastische und autogen hyponastische Reaktionsfähigkeit verknüpft. Zum Verständnis des Gesagten möchte ich jedoch die Bemerkung vorausschicken, daß Photoepinastie und autogene Hyponastie keine bedeutende Rolle im Zustandekommen der plagiotropen Lage spielen. Sie sind nur mäßig wirkende Faktoren, wie schon aus Beispielen zu ersehen ist, wobei Sprosse in die angestrebte Stellung übergehen und die morphologische Oberseite zu diesem Zwecke eine konvexe oder eine konkave Krümmung (⌒) ausführen muß. Die etiolierten Lappen speziell

sind Beispiele dafür, daß durch die Lichtreizwirkung zugleich eine photoepinastische Reaktionsfähigkeit geschaffen und die autogene Hyponastie modifiziert wird. Ein solcher Erfolg kann auch schon durch eine nur physiologische Dorsiventralität bedingt sein. Übrigens ist ja in etiolierten Lappen die Dorsiventralität funktionell im morphologischen Sinne nicht ausgebildet. Umgekehrt wird durch Verdunklung die hyponastische Wachstumstätigkeit gefördert; und man kann sich leicht überzeugen, daß nach der Lichtentziehung die zunächst hyponastische Krümmung bald durch Wachstum fixiert wird.

Ähnliche Erörterungen knüpfen sich an die Wirkung des Schwerkraftreizes. Schon bei einer Lichtintensität, welche gerade zur Ernährung ausreicht und kein bemerkenswertes Etiolement hervorruft, nehmen die Thalluslappen eine nahezu senkrechte Stellung ein. In konstanter Finsternis richten sich die Sprosse vertikal auf. Die weiter wachsenden Teile werden sehr schmal und rinnig; ihre Seitenränder sind dorsalwärts gekehrt. Die Pflanzen reagieren auf den wirksamen tropistischen Reiz, gleichviel ob die morphologische Unterseite normal dem Boden anliegt oder oben auf zu liegen kommt und daher eine konvexe oder eine konkave Krümmung ausführt.

Bei Eliminierung der einseitigen Schwerkraftwirkung sind im Dunkeln keine geotropischen Krümmungserscheinungen wahrzunehmen, einerlei, ob die Thallusfläche parallel oder senkrecht zur Klinostatenachse steht. Ein geringes Einrollen der Seitenränder dorsalwärts ist stets vorhanden. Wird der Thallus jedoch um die eigene Achse gedreht, so reagiert er verschieden. Weitaus in den meisten Fällen ergibt sich als besonders auffällig eine Flankenstellung des Vorderendes. Sie wird durch eine hyponastische Krümmung erreicht, welche 90^0 beträgt und quer zur Längsachse des Sprosses gerichtet ist. In anderen Versuchen dagegen zeigten die Thallusstücke keine oder nur eine unbedeutende Krümmung. Der Grund, warum bald der eine, bald der andere Vorgang vorwiegend auftrat, soll späterhin festgestellt werden.

Läßt man breite, normale Sprosse auf dem Klinostaten um eine vertikale Achse rotieren, so wird durch Lichtabschluß die bekannte Reaktion erzielt. Die negativ geotropische Stellung und die Etiolierung werden ziemlich schnell durch Wachstum fixiert. In keinem Falle war in den obigen Versuchen die Aktionsfähigkeit der Thalluslappen durch den Lichtabschluß ernstlich beeinträchtigt.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Veränderungen der tropistischen Empfindlichkeit. Zu bemerken wäre hier zunächst, daß die vertikal aufwärts gerichtete Stellung, also negativer Geotropismus, auch ohne Lichtabschluß zustande kommt, wenn Thalluslappen von *Marchantia* in einem dampfgesättigten Raume, zB. unter einer Glasglocke und bei verminderter Luftzirkulation gehalten werden. Die Sprosse bleiben aufrecht, und ihre Seitenränder sind etwas dorsalwärts gekrümmt, gleichviel ob die morphologische Ober- oder Unterseite dem einfallenden Licht zugekehrt ist. Die Sistierung der plagioheliotropen Reaktionsfähigkeit, welche durch größeren Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die dadurch herabgesetzte Transpiration usw. eintreten kann, ist ein Beweis, daß durch die Veränderung der äußeren Einflüsse die phototropische Empfindlichkeit in sehr auffälliger Weise beeinflußt wird.

Einen weiteren Beweis, der geeignet sein dürfte, die Veränderung der tropistischen Stimmung zu erklären, lieferte der folgende Versuch. Eine irdene Schale, in welcher Marchantien in gewöhnlicher Weise gewachsen waren, wurde umgekehrt auf ein kleines, mit nassem Fließpapier ausgekleidetes Glasschälchen gelegt. Das Ganze wurde, bedeckt von einer Kristallisierschale, auf ein 12 cm hohes Gestell gebracht, unter welchem sich ein großer Spiegel befand. Ein schwarzer Papierzylinder verdunkelte die Seiten- und Oberfläche der Schale. Während einige von den Pflanzen ihre Oberseite dem von unten einfallenden Lichte zukehrten, stellten andere Pflanzen sich derartig, daß ihre morphologische Unterseite dem Spiegel zugekehrt war, sie also von dem aufwärts gespiegelten Licht auf ihrer Unterseite getroffen wurden. Von diesen Sprossen, welche ihre morphologische Unterseite dem von unten einfallenden Licht zukehrten, krümmten sich nur einzelne diesem zu. Die Mehrzahl wurde nach wenigen Tagen negativ geotropisch. Die Krümmungserscheinung ist im allgemeinen dieselbe, welche man sonst mit Thalluslappen erzielt, wenn diese unter Lichtabschluß umgekehrt oder normal dem Substrate aufliegen. Die Ansicht, daß die Thalluslappen in allen Fällen ihre Oberseite senkrecht zum Licht zu stellen trachteten, ist offenbar nicht zutreffend. Die auf der Oberseite beleuchteten Thalluslappen hatten ihre normale Form schon nach einem Tage verloren. Die Vorder- und Seitenränder waren konvex- und aufwärts gekrümmt, — eine Krümmung, die, wie Sachs (26) erwähnt, offenbar durch den negativen Geotropismus bewirkt und durch Photoepinastie unterstützt ist. Das Wachstum schritt in

diesem Sinne weiter fort. Den Habitus gibt die Fig. 3 der Tafel IV wieder; man sieht den epinastisch umgebogenen Lappen, der nach der Spitze zu hyponastisch eingekrümmt ist. Die Beleuchtung ruft auch hier in den Thallusstücken kein Bestreben hervor, durch eine entsprechende Krümmung in der Lichtstellung zu verbleiben. Die Pflanzen gehen bald in eine vertikale Stellung über. Die in Tätigkeit gesetzten photogenen Aktionsmittel sind weniger kräftig als die geotropischen Reaktionsvorgänge, so daß die letzteren durch das Außenmaß der Beleuchtung weder modifiziert noch überwunden werden.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß der von Czapek erwähnte Diageotropismus den gleichen Beweis liefert. Es handelt sich auch hier um die Stärke des fraglichen Reizes. In den obigen Ausführungen glaube ich klar gestellt zu haben, daß Diageotropismus als wesentliche Ursache der Richtungsverhältnisse von *Marchantia* gar nicht in Betracht kommt. Unter normalen Umständen ist jedenfalls die diageotropische Empfindlichkeit so gering, daß deren Wirkung nicht mehr in der typischen Weise zum Ausdruck kommen kann. Um zu entscheiden, wie sich die Thallusstücke unter dem Einflusse stärkerer Fliehkraft verhalten, wurden junge, Geschlechtsorgane tragende Objekte auf kleinen Glasplatten befestigt, die in Kreuzstellung in der Mitte des Rezipienten angebracht waren. Um zugleich die Wirkung der Schwerkraft zu eliminieren, wurde die Rotationsachse horizontal gelegt. Als Triebkraft dienten Elektro- und Wassermotoren, welche eine Beschleunigung der Fliehkraft von ungefähr 3—4 g lieferten. Den beständig im Rezipienten eingeschlossenen und submers in 0,2 % Nährlösung gehaltenen Pflanzen wurde während der Zeitdauer des Versuches — 2 bis 3 Tage — keine CO_2 zugeführt. Schon nach Verlauf von 24 Stunden kehrte die Mehrzahl der Pflanzen ihre grüne Oberseite und ihre Infloreszenzträger dem Rotationszentrum, ihre farblose Wurzelseite der Peripherie zu. Die Sprosse nahmen die angedeutete Stellung ein, auch wenn sie zu diesem Zwecke eine Torsion ausführen mußten. Die in der Mitte der Scheibe befestigten Pflanzen legten sich nahezu horizontal, mit der Wurzelseite abwärts. Ein in jeder Weise entsprechendes Resultat ergab ein anderer Versuch mit derselben Einrichtung, jedoch unter Lichtabschluß. Mit der Konstatierung, daß hier die diageotrope Stellung hervorgerufen wird, ist aber auch festgestellt, daß weder Lichtabschluß noch allseitige Beleuchtung den geotropischen Reaktionsvorgang überwinden können, und daß

relativ hohe plagiotrope Empfindlichkeit vorwiegend von einer überwiegenden Orientierungswirkung ausgeht. Zweifellos ist aus diesen Versuchen ohne weiteres zu ersehen, daß es sich hier um einen spezifisch verschiedenen Grad der Sensibilität handelt. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist also die diageotropische Empfindlichkeit sehr gering. Nur eine verstärkte Fliehkraft kann dieselbe auslösen. Bei der normalen plagiotropen Lage kann demnach Diageotropismus nur eine mäßige Rolle spielen.

Sind die Schlußfolgerungen richtig, so ergibt sich in bezug auf die wesentlichen Richtungsverhältnisse bei *Marchantia* das folgende: die plagiotrope Orientierung ist eine Funktionsbeziehung. Sie wird durch die Beleuchtung beeinflußt und resultiert aus dem Zusammenwirken von Diaphototropismus und negativem Geotropismus. Dem Diageotropismus und dem mit der Dorsiventralität zusammenhängenden, autogen hyponastischen und mit der Beleuchtung variablen epinastischen Krümmungsbestreben kommt nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Weit mehr jedoch wird die plagiotrope Stellung von anderen variablen Außenbedingungen, wie Feuchtigkeit usw., beeinflußt.

Im näheren ist aber immer noch unermittelt, wie diese Stimmungswechsel sich abspielen, und durch welche besondere innere, zur Gleichgewichtslage führende, physiologische Vorgänge die Reaktionsfähigkeit bedingt ist.

V. Die Erzeugung von Fortpflanzungsorganen.

Die Frage nach den Ursachen der Sexualität bei *Marchantia* ist nur ungenügend und experimentell fast gar nicht behandelt worden. Den ersten Nachweis, daß bei *Marchantia* die Bildung von Fortpflanzungsorganen infolge bestimmter äußerer Einflüsse erfolgen kann, gibt die Arbeit von Strasburger (29). Er beobachtete, daß bei hinreichender Feuchtigkeit nur sehr wenig Geschlechtsorgane, meist nur Brutknospen erscheinen, daß Geschlechtsorgane jedoch durch Austrocknen in Menge gebildet werden.

Indessen haben die neueren Forschungen, besonders die interessanten Versuche von Klebs (10, 11, 13) als wichtiges Resultat ergeben, daß es durch Kombinationen äußerer Einflüsse gelingt, die Entwicklung gewisser Pflanzen in andere Bahnen zu lenken. Um die Bedingungen und die mögliche Variationsbreite bei *Marchantia* auch in dieser Hinsicht näher festzustellen, und die Frage

zu beantworten, in welchem Grade quantitativ verschiedene Außenfaktoren die Entstehung und Ausbildung der Fortpflanzungsorgane beeinflussen, wurden in den Jahren 1904—1905 einige Versuche ausgeführt und 1905—1906 wiederholt. Es sind speziell die Ergebnisse aus den Jahren 1905—1906, die ich hier unterbreite und der besseren Übersicht wegen in folgender Weise ordne:

1. Der Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.
2. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität.
3. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.
4. Einige anschließende Beobachtungen.
5. Der Einfluß des Überganges aus Luft in Wasser.
6. Der Einfluß farbigen Lichtes.
7. Die fortdauernde Einwirkung der Bedingungen, unter denen entweder vegetatives Wachstum oder geschlechtliche Fortpflanzung eintritt.
8. Die Entstehung der Sexualität.

Für die vorliegende Untersuchung kamen Pflanzen zur Verwendung, welche sich nur auf vegetativem Wege vermehrt hatten. Die Marchantien standen schon seit drei Jahren unter ständiger Kontrolle im Treibhaus an einem feuchten, etwas schattigen Standort und stammten ursprünglich aus einem Walde und aus Schluchten und Mooren in der Nähe von Ann-Arbor. An diesen verschiedenen Standorten der Umgebung zeigt *Marchantia* manche Eigentümlichkeiten, die sie von anderen Pflanzen derselben Art unterscheiden, und welche den Einflüssen der verschiedenen äußeren Bedingungen entsprechen. Soweit ich die Pflanzen beobachtete, waren sie ausnahmslos frei von Mykorrhizen (Garjeanne, 4). Die mehr oder minder deutlichen Variationen, welche sehr oft vorkommen (vgl. Kamerling, 9), betreffen zum Teil die Größe, Dicke, Verzweigung, zum Teil auch die Farbe der Sprosse und die Größe der Brutkörbchen und geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane. Besonders ist dies der Fall bei Marchantien, welche den Mooren, dem feuchten Walde und den Kalksteinen der Schluchten entstammen. Nach meinen Beobachtungen sind diese Verschiedenheiten größtenteils auf äußere Einflüsse, wie Intensität des Lichtes, Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Nährstoffe usw. zurückzuführen. In der Tat sind solche Unterschiede, soweit sie vom Standorte abhängen, nur von kurzer Dauer. Denn bei kräftiger Ernährung und günstigen konstanten Bedingungen,

wie sie zB. im Treibhaus zu finden sind, können die jeweiligen Merkmale schon nach einigen Monaten verloren gehen. Diese Unterschiede machen sich besonders in der Anlage und Entwicklung der Geschlechtsorgane geltend.

Da die im Treibhaus herrschenden Verhältnisse ziemlich unverändert bleiben, ist es leicht erklärlich, warum an solchen Orten bei *Marchantia* im allgemeinen Geschlechtsorgane fehlen. Die üppige Ausbreitung über den Boden, das rasche Wachstum der Rasen, die reiche Verzweigung der Thallome und die reichliche Bildung von Brutkörbchen beweisen zur Genüge, daß sich die Pflanzen unter den für ihre vegetative Vermehrung günstigsten Bedingungen befinden. So lange keine Eingriffe in diese normalen Verhältnisse erfolgen, ist das Wachstum der Sprosse einförmig; sie vermehren sich, wie gesagt, nur ungeschlechtlich durch Brutknospen (Textfig. 2). Anders dagegen verhalten sich die Pflanzen, wenn eine Änderung der herrschenden äußeren Faktoren erfolgt. Durch diese Abänderungen kann entweder die Bildung der Fortpflanzungsorgane erzwungen oder verhindert werden. Die Bedingungen, welche die Änderungen bewirken, unterscheiden sich anscheinend nur in quantitativer Hinsicht, wie die folgende Besprechung der Versuche erweisen wird.

1. Der Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

Die mir zur Verfügung stehenden Kulturen waren jedenfalls in gutem Zustande, denn in den Jahren, in welchen ich die betreffende Art untersucht habe, und speziell in den Kontroll-Kulturen, ließen sich keine besonderen Unterschiede an den verschiedenen Individuen nachweisen. Die Sprosse wurden am 31. Januar 1905 teils isoliert, teils dicht in einen Kasten und auf Schalen verpflanzt. Der Kasten war 45 cm lang, 30 cm breit und 18 cm tief, wurde einige cm hoch mit gut gedüngter Gartenerde gefüllt und mit einer Glasscheibe bedeckt. Die Schalen hatten einen Durchmesser von 15 cm, waren 2,5 cm tief und mit Sand gefüllt. Der Lichtunterschied wurde durch dünnes, weißes Tuch bewerkstelligt, mit welchem der Standort der Kulturen entsprechend bedeckt wurde. Die Temperatur schwankte an hellen Tagen zwischen 18—25° C.; in der Nacht sank sie gewöhnlich auf 14—16° C. Die Thallusstücke, welche ich zu diesen Versuchen benutzte, waren durchschnittlich 26×5 und 30×6 mm groß. Die Zahl der Brutkörbchen betrug 2—3. Am

Fig. 2.
Kontroll-Kultur auf Gartenerde; normal; im Treibhaus kultiviert.

Fig. 3.
Entwicklung eines seit 31. Januar 1905 im Schatten und feucht gehaltenen kleinen Pflänzchens; photogr. am 5. April 1905.

5. April hatten die isoliert gestellten Pflanzen bereits eine Länge von 7,5 cm und eine Breite von 1,7 cm. Sie richteten sich etwas vom Boden auf und stellten ihre 20—30 mm langen Rhizoiden mehr oder weniger senkrecht zur Unterseite. Besonders auffallend war das tiefe Grün, das Fehlen von Brutkörbchen und die reiche, regelmäßige, fast dichotome Verzweigung der Thalluslappen (Textfig. 3, S. 275). Wurden Sprosse benutzt, auf welchen Anfangsstadien von Antheridienständen zu bemerken waren, so entwickelten sich die Sprosse unbehindert rein ungeschlechtlich und ohne Brutkörbchenbildung weiter. Waren die Antheridienstände bereits kurz gestielt, so konnte eine Hemmung ihrer weiteren Entwicklung nicht bewirkt werden. Eine Neubildung von Brutkörbchen oder Geschlechtsorganen fand jedoch nicht statt. In der sonstigen Entwicklung ließen sich keine weiteren Unterschiede erkennen.

Die Exemplare, welche isoliert auf Sand denselben Bedingungen ausgesetzt waren, ließen verschiedene Verzweigungsgrade erkennen, die Abstände waren aber durchweg gering geblieben. Die Länge der Sprosse betrug gewöhnlich $9 \times 1{,}1$ cm; ihre Farbe war hellgrün. Brutkörbchen und Fortpflanzungsorgane fehlten, auch bei den Pflanzen, welche anfangs Antheridienstände als kleine, kegelförmige Papillen führten. Sprosse, welche vorher durch intensive Entwicklung von Brutkörbchen ausgezeichnet waren, produzierten anfangs nur sehr kleine, unbedeutende Becher, späterhin jedoch gar keine mehr.

Die Versuche, welche unter den angegebenen Bedingungen an dichten *Marchantia*-Rasen angestellt wurden, gaben dasselbe Resultat, einerlei, ob sie sich auf Gartenerde oder auf Sand befanden. Auffällige Verschiedenheiten konnten nicht festgestellt werden; nur der Zeitpunkt, in dem die Wachstumsänderung auftrat, war ein späterer, und es entwickelten sich anfangs die Brutkörbchen ohne besondere Größenabnahme und ohne Verringerung der Zahl ihrer Brutkörper.

2. Der Einfluß gesteigerter Lichtintensität.

Zu diesen Versuchen benutzte ich Material und Schalen, wie oben beschrieben; die Kasten waren 45 cm lang, 45 cm breit und 12,5 cm tief. Am 18. Januar 1905 wurden die Pflanzen an einen hellen Standort versetzt, der den Tag hindurch von der Sonne beleuchtet wurde, und zu dem das diffuse Licht von allen Seiten frei zutreten konnte. Die Temperatur in der Sonne wurde täglich vier-

mal abgelesen: um 8 Uhr morgens, um 2 Uhr nachmittags, um 5 Uhr und 9 Uhr abends. Im allgemeinen betrug die Temperatur 20—25° C., doch schwankte sie am Tage manchmal sehr stark zwischen 30—38° C., in der Nacht sank sie bisweilen auf 14° C. Die Temperatur-Unterschiede während des Tages zwischen der Luft in den Kästen, den Schalen und im Treibhaus waren jedoch wenig beträchtlich — bei direkter Sonnenbeleuchtung kaum mehr als 5—6° C. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Treibhaus war gewöhnlich relativ hoch. Stets wurde Sorge dafür getragen, die Erde in den Kasten und Schalen gleichmäßig feucht zu halten.

Fig. 4.
Kultiviert unter Einfluß erhöhter Lichtwirkung.

Die auf Gartenerde isolierten Pflanzen, welche dem einleitend beschriebenen schattigen Standort entstammten und anfangs keine Brutkörbchen aufwiesen, entwickelten solche schon nach den ersten zwei Wochen in großer Zahl und beträchtlichem Durchmesser. Am 18. März waren die ersten Anfänge der Infloreszenzträger bereits sichtbar. Am 5. April hatten sämtliche Sprosse je 3—5 Blütenstände, welche durchweg eine Höhe von 12 mm erreichten. Antheridien- und Archegonienstände entwickelten sich in fast gleicher Zahl.

Werden dagegen die auf Sand versetzten *Marchantia*-Sprosse dem Lichte ausgesetzt, so ist die Wirkung etwas tiefergreifend.

Die Thallusstücke, welche dem schattigen und dem normalen Standorte entstammten, zeigten frühzeitig zahlreiche große Brutkörbchen. Am 15. März wurden die ersten Papillen bemerkt. Die Lappen strekten sich jetzt viel weniger; sie wuchsen langsam bis auf 4,5 × 1,2 cm, bezw. 5 × 0,8 cm. Die Verzweigung war unregelmäßig und reduziert, die Farbe der Sprosse etwas dunkelgrün. Am 8. April erreichten die Antheridienstände eine Länge von 8 bis 12 mm; ihre Rezeptakeln hatten einen Durchmesser von 7—9 mm. Die Archegonienstände hatten dieselben Höhen und Breiten, doch erfolgte ihre Bildung und Entwicklung gewöhnlich einige Wochen später.

Dieselben Folgerungen, welche sich bei der Untersuchung der isoliert erwachsenen Pflanzen ergeben, gelten auch für Sprosse, welche am Standort dicht beieinander wachsen. Anfangs Brutkörbchen und bald darauf Bildung von Geschlechtsorganen, das ist die allgemein geltende Regel. Dieses Resultat war auch bei den kleinsten und jüngsten Thalluslappen zu erzielen, selbst wenn sie kaum eine Größe von 2 × 0,7 cm erreicht hatten. Sehr häufig gehen die Sprosse ohne Brutkörbchenbildung direkt zur Bildung von Geschlechtsorganen über. Die auf Gartenerde versetzten Pflanzen sind gewöhnlich kräftiger, auch dunkler grün. Das Assimilationsgewebe zeigt eine bedeutende Entwicklung. Die Spaltöffnungen der Luftkammern sind etwas größer. Auch hier fordert die Bildung der weiblichen Infloreszenzen eine längere Lichtwirkung.

3. Der Einfluß erhöhter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

In den beiden ersten Jahren glaubte ich der Trockenheit die spezifische Rolle bei der Anlage und Entwicklung von Fortpflanzungsorganen zuschreiben zu müssen. Aber selbst in erhöhter Feuchtigkeit in Verbindung mit starker Lichtintensität ließen sich die Pflanzen zur Bildung von Infloreszenzen veranlassen. Wenn *Marchantia*-Kästen, welche mit einer Glasscheibe bedeckt und feucht gehalten sind, an einen hellen Standort gebracht werden, entwickeln sich die anfangs rein vegetativen oder nur Brutkörbchen tragenden Sprosse innerhalb 3 Monaten zu geschlechtlichen Lappen. An ungefähr 173 Pflanzen waren 85% ♂ und 3% ♀ Sprosse. Für die Anlage und Entwicklung der Archegonienstände kommt auch hier wieder eine längere Dauer der Lichtwirkung und vor allem eine größere Lichtintensität in Betracht.

4. Einige anschliesende Beobachtungen.

In bezug auf die Bedeutung des Einflusses äußerer Verhältnisse möchte ich hier noch folgende Beobachtungen anführen: Das Längenwachstum der Infloreszenzstiele wird durch größere Feuchtigkeit sehr gesteigert. Die Blütenstände erreichen eine Länge von 6 bis 8 cm. Ganz ähnlich verhalten sich die Stiele in schwachem Licht. Dagegen wirken starke Beleuchtung und trockene Luft hemmend auf das Längenwachstum (S. 278).

Ebenso instruktiv sind die Beobachtungen über die Verzweigungsart der *Marchantia*-Sprosse. Bei geringer Lichtintensität in Verbindung mit großer Feuchtigkeit wächst der Thallus nahezu gabelig dichotom; bei starker Lichtintensität wird er sympodial. Werden dichotom gewordene Pflanzen in größere Helligkeit oder geringere Feuchtigkeit gebracht, so kehren sie zur alten Verzweigungsart zurück.

Dieselbe Erscheinung beobachtet man auch bei dem Übergange der rein vegetativen zur generativen Wachstumsweise. Gewöhnlich gabelt sich ein Scheitelpunkt zweimal, ehe ein fertiler Sproß angelegt wird. Von den vorhandenen Scheiteln ist es meist der innere, welcher zum Antheridien- oder Archegonienstand wird. Der äußere, sterile Gabelzweig überwächst sehr bald den fertilen Laubteil und setzt infolgedessen den Thallus sympodial fort. Eine Gesetzmäßigkeit läßt sich dabei jedoch nicht erkennen, denn die Blütenstände erscheinen oft regellos über den ganzen Thallus verteilt.

Auch das Erscheinen der Spaltöffnungen hängt wesentlich von der Intensität des Lichtes ab. Werden junge Pflänzchen oder Brutkörper unter dem Einfluß schwachen Lichtes und feuchter Luft belassen, so ist nur geringes Wachstum zu beobachten. Die Bildung der Luftkammern kann monatelang — in einzelnen Versuchen 2 bis 3 Monate — unterbleiben.

5. Der Einfluß des Überganges aus Luft in Wasser.

Die Pflanzen, der ich mich bei diesen Versuchen bediente, zeichneten sich durch reiche Verzweigung und große Brutkörbchen aus. Einige hatten Geschlechtsorgane in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Sprosse wurden am 23. Januar 1905 in eine große, mit 0,1 % Knop-Lösung gefüllte Kristallisierschale versetzt und an einen schattigen Platz gestellt. Nach 14—18 Tagen ließ sich konstatieren, daß die neuentwickelten Brutkörbchen auffallend klein

blieben. Eine weitere Neuanlage von Brutkörbchen, ferner eine Weiterentwicklung der vorhandenen, kleinen, papillenartigen Infloreszenzen fand nicht statt. Die Sprosse verhielten sich rein vegetativ.

Dagegen beobachtete ich Brutkörbchenbildung, sobald Kristallisierschalen mit solchen untergetauchten Pflanzen eine Zeitlang dem Licht ausgesetzt wurden.

Einleitend ist bereits bemerkt worden, daß künstlich im Wasser untergetauchte Thallusstücke eine Zeitlang keine besonderen Unterschiede im Wachstum gegen früher wahrnehmen lassen. Die später gebildeten Sprosse sind jedoch schmäler, die Luftkammern lang und weniger zahlreich, die Verzweigung der Sprosse ist reduziert, Rhizoiden sind sehr spärlich vorhanden und legen sich längs der Unterseite an. Auf feuchten Boden versetzt und an einen schattigen Standort gebracht, wachsen solche Sprosse in derselben Weise weiter, wie es oben für diese Bedingungen angegeben wurde, sie verhalten sich der erhöhten Lichtwirkung gegenüber in entsprechender Weise.

6. Der Einfluß farbigen Lichtes.

Zu diesen Versuchen benutzte ich kleine Kästen von 25 cm Länge, 20 cm Breite und 12,5 cm Höhe, welche mit roten und blauen Glasscheiben bedeckt waren. Die spektroskopische Untersuchung des benutzten roten Glases zeigte, daß Rot und Orange deutlich durchgelassen und alle stärker brechbaren Strahlen völlig absorbiert wurden. Das blaue Glas ließ Grün, Blau und Violett durch, absorbierte aber Orange und Rot. Das Resultat der Versuche im blauen und im roten Licht stimmte im wesentlichen mit jenem überein, das durch den Einfluß erhöhter Lichtwirkung erzielt wurde. Junge Pflanzen von schattigen und normalen Standorten wurden am 1. Februar 1904 in die Kästchen verteilt. Am 16. März zeigte die größere Zahl der Sprosse kleine Papillen. Am 18. April zählte ich im blauen Licht 54 Thallusstücke, unter diesen waren 28 ♂ und 16 ♀ Sprosse. Von 13 auf Sand verpflanzten Sprossen schritt keiner zur Bildung von Geschlechtsorganen. Brutkörbchen waren nicht vorhanden.

In den Versuchskästchen für rotes Licht entwickelten sich 50 Thallusstücke mit 24 ♂ und 25 ♀ Sprossen. Von 13 auf Sand verpflanzten Sprossen kamen 5 zur Bildung von Antheridienständen. Bemerkenswert war die relativ schwache Entwicklung der Sprosse. Die Lappen wiesen mancherlei Verkümmerungserscheinungen auf.

Sie zeigten eine Abnahme der Breite, Abschwächung der grünen Färbung, und reduzierte Verzweigung. Bei den auf Sand erwachsenen Marchantien sind diese Unterschiede auffälliger.

Trotz genauer Beobachtung möchte ich mich jedoch über die Tragweite der zwei letztgenannten Versuchsreihen — den Einfluß des farbigen Lichtes und den des Überganges aus Luft in Wasser — vorläufig noch nicht weiter aussprechen. Eine gewisse Schwierigkeit der Beurteilung liegt zum Teil darin, daß die Versuche nur einmal ausgeführt, zum Teil in dem Umstande, daß für dieselben die Kontrollpflanzen aus Versehen mit benutzt wurden.

7. Die fortdauernde Einwirkung der Bedingungen, unter denen entweder vegetatives Wachstum oder geschlechtliche Fortpflanzung eintritt.

Wenn wir jetzt zur Frage übergehen, wie lange die Pflanzen unter genannten Bedingungen ihr Wachstum ungehindert rein vegetativ oder geschlechtlich fortsetzen können, so ist zunächst hervorzuheben, daß sich unter konstanten äußeren Verhältnissen, wie sie im Treibhaus zu finden sind, die Mehrzahl der Sprosse während der ganzen Zeitdauer der Untersuchung konstant verhielt. Besonders ist dies mit Marchantien der Fall, wenn dieselben unter dem Einfluß verminderter Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit stehen. Auch unter dem Einfluß gesteigerter Lichtintensität treten fast bei sämtlichen Pflanzen die Geschlechtsorgane regelmäßig auf (Fig. 1 und 2, Tafel IV), als notwendige Folge des durch äußere Faktoren beeinflußten Entwicklungsganges. Die Versuche sind wiederholt mit Erfolg ausgeführt worden und erstreckten sich auf die Dauer von 9—11 Monaten. In diesem Jahre (1906) erzielte ich am 2. Januar Infloreszenzträger an geschlechtlichen Sprossen, welche Ende Oktober in der Nähe des botanischen Gartens gesammelt und Anfang November im Treibhaus erhöhter Lichtwirkung ausgesetzt worden waren.

8. Die Entstehung der Sexualität.

Über die Ursachen, welche der Entstehung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane bei *Marchantia* zugrunde liegen, habe ich wenig ermitteln können. Es ist mir bisher nicht gelungen, die Sprosse nur zur Antheridienbildung oder allein zur Archegonienbildung zu veranlassen, abgesehen von der erwähnten Tatsache, daß bei erhöhter Lichtwirkung die männlichen Infloreszenzträger früher als die weiblichen auftreten.

Es sei auch nur beiläufig erwähnt, daß das Geschlecht dieser Pflanzen bereits in den Brutknospen fest bestimmt zu sein scheint. Durch den Einfluß gesteigerter Lichtintensität gelang es mir, bei Brutkörpern männlicher Pflanzen schon $2^1/_2$ Monate nach der Aussaat die Erzeugung von Antheridienständen zu erzielen. Einige der Pflänzchen hatten eine Größe von nur 7 mm × 2 mm. Sie waren einem Farnprothallium ähnlich und hatten je einen kleinen Antheridienstand von 6—8 mm Höhe.

VI. Die Befruchtung.

Zur Frage nach den Bedingungen, unter denen die Befruchtung der Marchantien vor sich geht, habe ich folgendes mitzuteilen. Die Angaben von Strasburger (29) und Goebel (6) sind zutreffend. Nähere Untersuchungen ließen erkennen, daß die Geschlechtsorgane erst dann die Reife erreichen, wenn die Stiele bedeutend ausgewachsen und verlängert sind. Die Entstehung der Stiele findet gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsorgane statt. Das Öffnen der reifen Antheridien erfolgt zuweilen am frühen Morgen, wenn die Pflanzen vom Tau benetzt sind; es gelingt die Befruchtung dann, wenn die Archegonien- und Antheridienstände dicht nebeneinander wachsen. Doch gewöhlich erfolgt die Befruchtung während eines Regens, durch Tropfen, die auf die Scheiben der Antheridienstände fallen und ein Entleeren der reifen Antheridien zur Folge haben. Der ganze Inhalt derselben erscheint als weißes Wölkchen in den Wassertropfen auf der Scheibe. Die Spermatozoiden werden außerhalb des Rezeptakulums, durch Auflösung der sie einschließenden Wandungen der Mutterzellen (Ikeno 8) frei. Ihre Überführung zu den Archegonien geschieht durch das Verspritzen solcher Tropfen, wobei sie auf die weiblichen Pflanzen gelangen und von der unteren Seite der Schirmstrahlen chemotaktisch (Lidfors 17) angezogen werden. Die Entwicklung des Sporogons dauert 5—7 Wochen.

Die Befruchtung geschieht besonders reichlich in Rasen, in denen männliche und weibliche Sprosse dicht durcheinander wachsen. Doch wurden wiederholt fruktifizierende weibliche Pflanzen weit entfernt von ♂ Sprossen gefunden. Es ist klar, daß Regentropfen in diesen Fällen nur noch ausnahmsweise die Vermittler der Befruchtung sind. Solche Rasen waren gewöhnlich an Orten anzutreffen, welche bei hohem Wasserstande zeitweilig untergetaucht

vegetierten. Es ist wohl möglich, daß auf diese Weise Spermatozoiden auf die weiblichen Pflanzen hinübergeschwemmt werden. Daß Tiere die Übertragung der Spermatozoiden besorgen, wie Kienitz-Gerloff, Goebel, Bolleter (1) u. a. für andere Pflanzen angenommen haben, konnte nicht konstatiert werden.

Da Parthenogenese keine seltene Erscheinung bei Pflanzen ist, so glaubte ich, jenem Phänomen auch für meine Fragestellung Gewicht beilegen zu sollen. Untersuchungen in dieser Hinsicht wurden im Jahre 1903 angestellt, und zwar an Sprossen, welche ich durch Erhöhung der Lichtintensität zur Anlage und Entwicklung von Archegonienständen nötigte. In vereinzelten Fällen wurde diese Form der ungeschlechtlichen Vermehrung bis zu einem gewissen Stadium künstlich erzeugt. Doch die bisherigen Beobachtungen sind so zweifelhaft, die Einwirkung der benutzten Nährlösungen war so verschieden, daß die Vermehrung durch natürliche Parthenogenese noch nicht konstatiert ist.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Wurzelhaarbildung der Brutkörper wird speziell durch Feuchtigkeit beeinflußt. Eine Einwirkung der Schwerkraft und des Lichtes läßt sich fast gar nicht erkennen.

2. Das Alter der Brutkörper kommt als wichtiges Moment für die Entwicklungsvorgänge in Betracht. Individuelle Unterschiede beruhen größtenteils auf der „Reife“ der Brutknospen.

3. Die Dorsiventralität ist schon 10—20 Stunden nach der Aussaat fixiert und beruht auf wechselseitiger Beziehung zwischen bestimmend mitwirkenden, äußeren Faktoren und inneren „Reife“-Bedingungen.

4. Die plagiotrope Lage ist eine Funktionsbeziehung, die durch Beleuchtung beeinflußt wird und aus dem Zusammenwirken von Diaheliotropismus und negativem Geotropismus resultiert. Diageotropismus sowie den mit der Dorsiventralität verbundenen, autogen hyponastischen und den mit der Beleuchtung variablen epinastischen Krümmungsbestrebungen kommt nur eine unbedeutende Rolle zu. Feuchtigkeits- und andere variable Standortsverhältnisse kommen weit mehr in Betracht.

5. Unter gewöhnlichen Treibhaus-Bedingungen vermehrt sich *Marchantia* nur ungeschlechtlich durch Brutkörper. Bei Ver-

ringerung der Lichtintensität in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit kommt weder Brutkörperbildung noch die Anlage von Geschlechtsorganen zustande.

6. Bei Steigerung der Lichtintensität und in direkter Beleuchtung bilden sich die Fortpflanzungsorgane sehr zahlreich, selbst in Verbindung mit erhöhter Feuchtigkeit.

7. Eine höhere Lichtintensität und eine längere Wirkungsdauer derselben sind eine notwendige Bedingung für die Bildung von Fortpflanzungsorganen. Gewöhnlich erscheinen zuerst die männlichen, etwas später die weiblichen Organe.

8. Dasselbe Resultat wird durch den Einfluß farbigen Lichtes — Rot und Blau — erzielt.

9. Übergang aus Luft in Wasser inhibiert die Bildung von Brutkörbchen und Fortpflanzungsorganen.

10. Bei konstanten Bedingungen, unter denen vegetatives Wachstum eintritt, verhalten sich die Thallusstücke rein vegetativ. Brutkörbchen und Fortpflanzungsorgane kommen nicht zur Entwicklung.

11. Bei konstanten Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit bilden die Thallusstücke Geschlechtsorgane.

12. Der Einfluß solcher Kombinationen, wie zB. Mangel oder Anhäufung an Nährstoffen und dichtes Wachstum der Individuen, ist anscheinend unbedeutend. Diese Bedingungen sind nicht so einflußreich wie Licht oder Feuchtigkeit und schattiger Standort.

13. Jede Geschlechtsform bringt Brutkörper mit der ihr eigenen Geschlechtstendenz hervor.

14. Längenwachstum der Infloreszenzstiele, Verzweigungsart der Sprosse, das Erscheinen von Spaltöffnungen, hängen wesentlich von der Einwirkung äußerer Verhältnisse ab.

15. Die Befruchtung erfolgt meist während eines Regens durch Verspritzen des auf der männlichen Infloreszenz befindlichen Wassers.

16. Natürliche Parthenogenese kommt nicht vor.

Zum Schluß sei noch kurz auf Folgendes hingewiesen: Gehen wir von der Voraussetzung aus, daß ein *Marchantia*-Brutkörper ein embryonales Gewebe darstellt, so gelangt man durch die vorliegenden Versuche zur Anschauung, daß jedes Merkmal in der Entwicklung des Brutkörpers sich mehr oder weniger in räumlich und zeitlich getrennte Vorgänge auflösen läßt. Die Möglichkeit der Zerlegung

und Umänderung beruht, wie Klebs (12) so scharf hervorgehoben hat, darauf, daß diese Merkmale und Vorgänge durch äußere mitwirkende Einflüsse bedingt werden, und sich mit Änderung der Außenfaktoren ändern. Die Veränderungen und zugleich die Wechselwirkungen, welche in der Pflanze als spezifische innere Bedingungen der Entwicklungsvorgänge maßgebend sind und sich durch entsprechende vorhergehende Behandlung bis zu einem bestimmten Grade regulieren lassen, werden durch weitere Untersuchungen zu kennzeichnen sein.

Universität Michigan, Ann Arbor, Juni 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bolleter, E., *Fegatella conica* (L.) Corda. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1905, XVIII, 327—408.
2. Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, XXXII, 175—308.
3. Frank, A. B., Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig, 1870.
4. Garjeanne, Über d. Mykorrhiza d. Lebermoose. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 471—482.
5. Goebel, K., Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, II, 1880, S. 529.
6. — Organographie der Pflanzen. Jena, 1898—1901.
7. Hofmeister, Vgl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. 1851.
8. Ikeno, S., Beiträge zur Kenntnis der pflanzl. Spermatogenese: Die Sperm. von *Marchantia polym.* Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 65—88.
9. Kamerling, Z., Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora, 1897, 84, 1—68.
10. Klebs, G., Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl., 1893, XIII, 641—656.
11. — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, 1896.
12. — Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, 1903.
13. — Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, XLII, 155—320.
14. Kny, L., Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nova Acta d. Leopoldin. Acad., 1875, Bd. 37.
15. — Bau und Entwicklung von *Marchantia polym.* Sonderabdruck a. d. Text d. VIII. Abt. d. bot. Wandtaf., 1890.
16. Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Jena, 1881.
17. Lidfors, B., Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, XLI, 65—87.
18. Lohmann, J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Bot. Centralbl. (Beihefte), 1903, XV, 215.

19. Mirbel, M., Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. Mém. de l'acad. d. sci. de l'inst. de France. 1835, p. 17 ff.
20. Němec, B., Die Mykorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1899, XVIII, 311.
21. Pfeffer, W., Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1874, I, 77—98.
22. — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1885, I, 483—535.
23. — Pflanzenphysiologie, II. Leipzig, 1904, S. 680.
24. Prescher, Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-Naturw. Cl., 1882, LXXXVI, I. Abt., 132—158.
25. Ruge, G., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora, 1893, LXXVII, 279—312.
26. Sachs, J., Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, 1879, II, 226—284.
27. Schiffner, Hepaticae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
28. Schostakowitch, W., Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, 1894, LXXIX, 350—384.
29. Strasburger, E., Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polym.* Jahrb. f. wiss. Bot., 1870, VII, 409—422.
30. Underwood, L., M., Notes on the Hepaticae, I. Bot. Gaz., 1888, XIV, 191—198.
31. — The Evolution of the Hepaticae. Bot. Gaz. 1894, XIX, 347.
32. — Distribution of the N. Amer. Marchantiaceae. Bot. Gaz., 1895, XX, 20—59.
33. Vöchting, Über Regeneration der Marchantiaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1885, XVI, 367—414.
34. Zimmermann, A., Über die Einwirkung des Lichtes auf den *Marchantia*-Thallus. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 1882, II, 665—669.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV. Photogr. Aufnahmen von F. J. Dunbar.

Fig. 1. Anfang Oktober 1905 dem Einfluß konstanter Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit ausgesetzt. Photogr. 28. Dezember 1905.

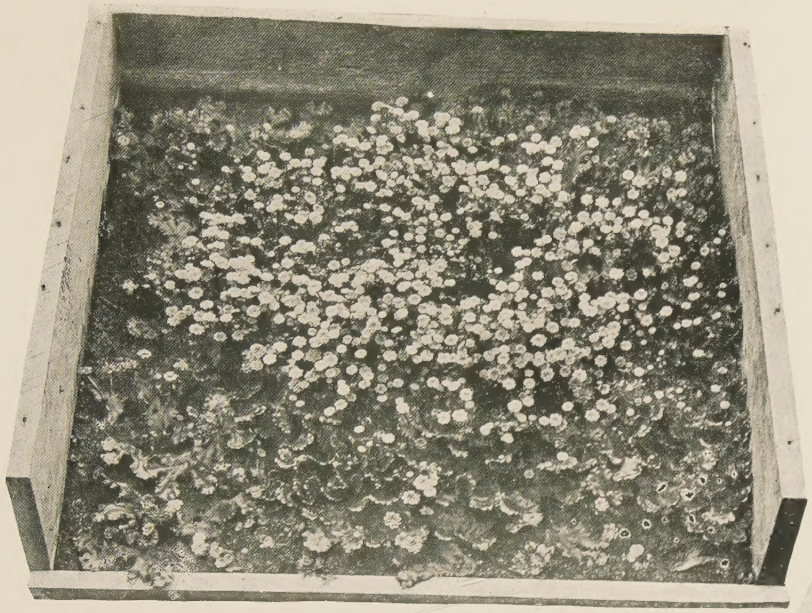
Fig. 2. Anfang Oktober 1905 dem Einfluß konstanter Bedingungen für Fortpflanzungstätigkeit ausgesetzt. Photogr. 28. Dezember 1905. Die rechte Seite des Kastens erhielt eine stärkere Beleuchtung, dementsprechend sind hier die Pflanzen in der Bildung von Archegonienständen weiter fortgeschritten.

Fig. 2b. Dasselbe Objekt. Photogr. 10. April 1906. Siehe Text S. 281.

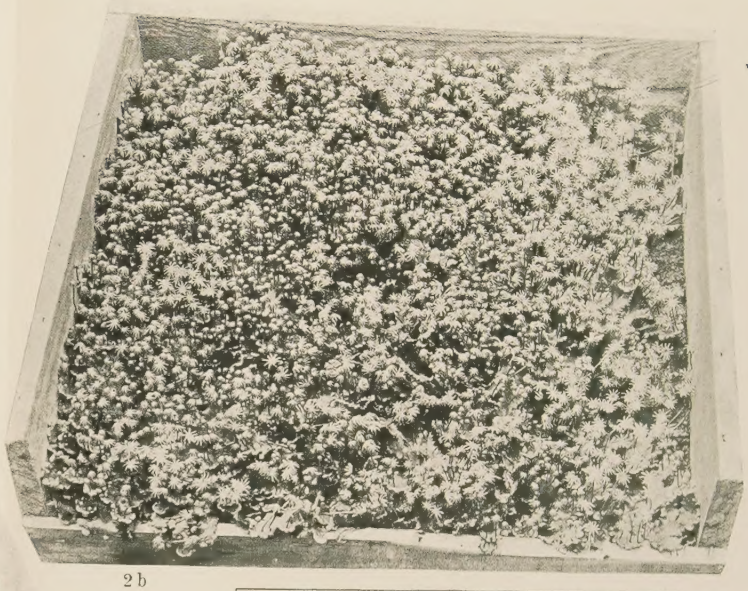
Fig. 3. Veränderung der phototropischen Stimmung: Krümmungserscheinung am *Marchantia*-Thallus, dessen Oberseite dem von unten einfallenden Licht zugekehrt ist. Siehe Text S. 271.

Fig. 4. Entwicklung der Brutkörper von *Marchantia polymorpha* unter allseitig gleicher Beleuchtung auf dem Klinostaten. Siehe Text S. 262.

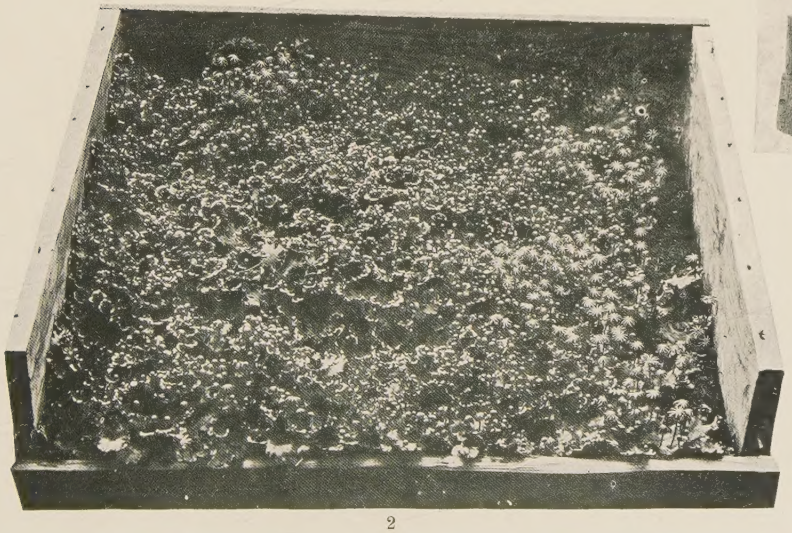
Fig. 5. Klinostaten-Experimente. Rechts Uhrwerk mit starker Feder, links Uhrwerk mit fallendem Gewicht.



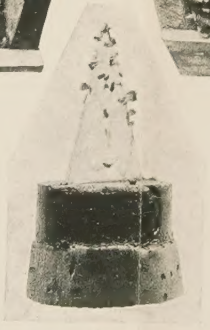
1



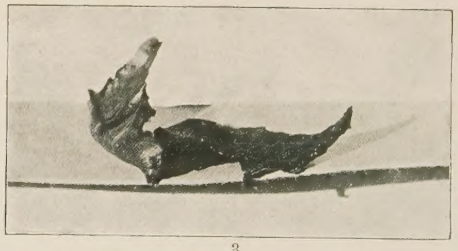
2b



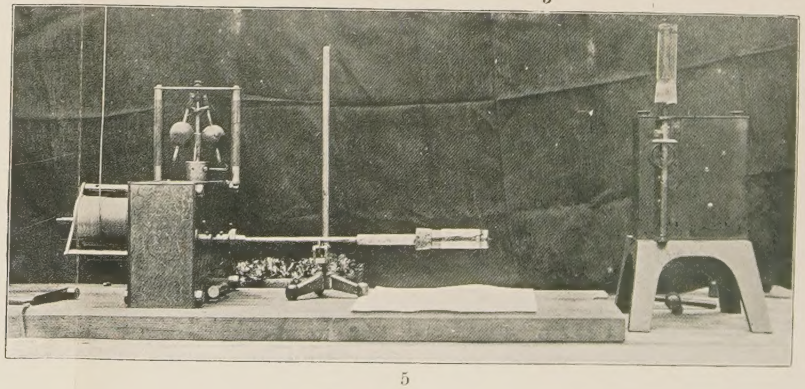
2



4



3



5